

УДК 576.895.421 : 591.131.3  
© 1994

## РОЛЬ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE) В РЕГУЛЯЦИИ ПРОЦЕССА ПИТАНИЯ

Ю. С. Балашов

Слюнные железы существенно различаются по строению и функциям у представителей подсемейств Ixodinae и Amblyomminaе. Эти органы образованы альвеолами 4 типов, из которых имеют одинаковое строение и обеспечивают поглощение водяных паров голодными особями только альвеолы I типа. Клеточный состав, ультраструктура и химический состав секреторных включений, а также время функциональной активности альвеол II, III и IV типов могут существенно различаться. Сходное строение имеют только клетки «f» альвеол III типа, обеспечивающие удаление из гемолимфы питающихся клещей избыточной воды и солей. Гранулосекретирующие клетки существенно различаются по своему строению и продуктам секреции. Отнесение их у всех иксодовых клещей к типам «а», «f», «с» и другим группам условно, а гомологизация у Ixodinae и Amblyomminaе требует дальнейших исследований. Различия в химическом составе слюны и интенсивности ее выделения в разные периоды питания регулируют направление и уровень защитных реакций организма хозяина.

Иксодовые клещи отличаются от большинства кровососущих насекомых многодневным питанием. После прикрепления к хозяину личинки нимфы и самки клещей обычно не меняют места питания. Процесс питания занимает от 3—4 до 10 и более суток и складывается из множества отдельных кратковременных актов всасывания жидкой пищи и слюноотделения, разделенных паузами.

Длительное питание провоцирует разнообразие защитные реакции хозяина от попытки механического удаления клеща до пуска иммунных механизмов на клеточном и организменном уровнях. Воздействия питающегося клеща на хозяина включают механические повреждения покровов ротовыми частями, но главным образом ответные реакции организма позвоночного на определенные компоненты слюны. Состав и качество слюны, выделяемой клещами, различны на разных этапах питания, и этим обеспечивается адаптация паразита к меняющимся условиям в месте прикрепления и в составе пищи. Первоначально вокруг места прикрепления клеща происходит образование отека и зоны клеточной инфильтрации. В дальнейшем может развиваться воспалительный процесс с геморрагическим или гнойным инфильтратом, пролиферация соединительнотканых элементов и эпидермиса. Эти и другие патологические изменения могут препятствовать нормальному насыщению и завершению питания. В результате клещ погибает еще на теле хозяина или же отпадает с него недопитавшимся с пониженной жизнеспособностью и плодовитостью.

Уровень защитных реакций хозяина может видоизменяться под влиянием определенных биологически активных компонентов слюны как в направлении их усиления, так и ослабления, вплоть до приобретения состояния толерантности к питающемуся паразиту. Таким образом, уровень взаимодействия питающегося клеща и хозяина значительно выше, чем у кратковременно питающихся кровососов или постоянных эктопаразитов, и приближается к таковому эндопаразитов.

Решающая роль слюнных желез в процессе питания клещей, воздействие последних на организм хозяина и передача ими возбудителей инфекций

привлекли к изучению строения и функции этих органов внимание многих исследователей (Sauer, 1977; Binnington, 1978; Балашов, 1979а, б, 1985; Walker et al., 1985; Riberio, 1989; Kaufman, 1989; Stone et al., 1989), но многие из функций слюнных желез во взаимодействии клеща с хозяином остаются не раскрытыми.

При исключительном для кровососущих членистоногих многообразии функций слюнных желез и продуктов их секреции можно отметить главные из них, свойственные всем иксодидам. К числу таковых следует отнести вклеивание в кожу хозяина в месте прикрепления ротовых частей клеща, направленные воздействия на воспалительный очаг в месте прикрепления для обеспечения беспрепятственного получения пищи, регуляция состава и свойств поглощаемой пищи, регулирование интенсивности защитных реакций хозяина.

Большинство цитологических исследований были выполнены на немногих видах клещей и в первую очередь *Dermacentor andersoni* (Meredith, Kaufman, 1973), *D. variabilis* (Coons, Roshdy, 1973), *Amblyomma americanum* (Krolak et al., 1982), *Boophilus microplus* (Binnington, 1978; Megaw, Beadle, 1972), *Rhipicephalus appendiculatus* (Fawcett et al., 1981а, б; Walker et al., 1985), *R. sanguineus* (Mulmule, 1991), *Hyalomma asiaticum* (Балашов, 1979а; Воробьева, 1993), *Ixodes persulcatus* (Балашов, 1979б, 1985). В результате этих работ выявлены определенные различия в строении и функциональной активности у представителей разных родов клещей, и особенно между Amblyomminae и Ixodinae. В связи с этим экстраполяция результатов по одним родам клещей на представителей других родов может привести к ошибочным выводам и в том числе при анализе механизмов и эффективности трансмиссивной передачи возбудителей.

Слюнные железы иксодид представляют парный гроздевидный орган, занимающий латеральные части идиосомы от ее переднего конца до стигм, а у самок некоторых видов — почти до заднего конца тела. Каждая железа образована несколькими типами железистых пузырьков — альвеол, сидящих на сильно ветвящихся выводных протоках. У взрослых клещей железы состоят из 2 главных лопастей, отвечающих 2 первичным разветвлениям выводных протоков, и множества более мелких лопастей, объединяющих альвеолы, сидящие на вторичных, третичных и четвертичных разветвлениях. У нимф и особенно личинок ветвление выводных протоков значительно слабее, и альвеолы сидят главным образом на главных стволах и их первичных разветвлениях. Каждая из слюнных желез оплетена множеством трахей, окончания которых входят внутрь альвеол. Железы иннервируются ответвлениями пальпальных и 1—3-й пар ножных нервов, окончания которых входят в альвеолы и формируют синапсы. Размеры слюнных желез и соотношение между разными типами образующих их альвеол значительно отличаются у разных фаз развития. Наименьшее количество альвеол свойственно личинкам. У *R. appendiculatus* в каждой из желез найдено по 13 альвеол (Till, 1961), у *H. spinigera* — 11—13 (Chinery, 1965) и у *I. persulcatus*, по нашим наблюдениям — 10—14. Несмотря на немногочисленность, среди альвеол обнаружены таковые I, II и III типов. У нимф количество альвеол увеличивается и достигает у *H. spinigera* 40 (Chinery, 1965), у *I. persulcatus* — 30—35 и у *H. asiaticum* — около 50 (наши данные). В настоящее время в слюнных железах иксодид выявлены 4 типа секреторных альвеол, из которых все 4 найдены только у самцов Amblyomminae. У самок описаны 3 типа, причем идентичность их у представителей Amblyomminae и Ixodinae требует дальнейших исследований (Балашов, 1985; Walker et al., 1985).

У взрослых клещей слюнные железы образованы несколькими сотнями альвеол. У самок *H. asiaticum* в одной железе обнаружены 200—300 альвеол I типа, 200—300 альвеол II типа и 1000—1200 альвеол III типа (Воробьева, 1993). У самцов этого вида количество альвеол I—III типов значительно меньше, но к ним добавляются 300—400 альвеол IV типа. У *R. appendiculatus* (Walker et al., 1985) слюнная железа самки состоит из 250 альвеол I типа, 300 альвеол II типа и

850 альвеол III типа. У самцов — 150 альвеол I, 200 — II, и 600 — III типов, а также 400 альвеол IV типа. У самок *I. persulcatus*, по нашим наблюдениям, не более 60—80 альвеол I, 90—110 альвеол II и 300—400 альвеол III.

У всех иксодид и на всех фазах развития встречаются альвеолы I типа. Это грушевидные или сферические пузырьки, сидящие непосредственно на стенках главных выводных протоков и их первичных разветвлениях. Они образованы из центральной клетки с прозрачной цитоплазмой, окруженной несколькими периферическими клетками с глубокими внутренними впячиваниями цитоплазматической мембраны, образующими лабиринт. Это типичные осморегуляторные органы, которые секретируют в предротовую полость гигроскопический гипертонический солевой раствор, адсорбирующий водяные пары из атмосферы и восполняющий потери воды организмом клеща (Krolak et al., 1982).

Для альвеол II—IV типов характерно формирование в цитоплазме их клеток разнообразных секреторных гранул. Последние в зависимости от типа образующих их клеток различаются по своему химическому составу, размерам и срокам формирования и выведения секрета из клетки. Идентификация этих гранул по морфологическим и даже гистологическим особенностям затруднительна не только для представителей разных родов, но в ряде случаев даже у особей одного вида на разных сроках с начала питания. Лишь появившиеся в последнее время иммунохимические методики позволили связать некоторые из этих гранул с определенными компонентами слюны (Venable et al., 1986; Stone et al., 1989; Jaworski et al., 1992).

У самцов и самок Amblyomminae альвеолы II типа локализируются в передних  $2/3$  железы, где сидят группами на коротких боковых ответвлениях первичных и вторичных выводных протоков вперемежку с альвеолами III. Каждая из альвеол II образована из нескольких видов секреторных клеток, обозначаемых как «а, b, с». 2—3 клетки «а» располагаются вместе с 1—2 клетками «b» в дистальной половине альвеолы. Они заполнены секреторными включениями сферической формы уже у голодных особей и освобождаются от секрета постепенно на протяжении первых дней питания. Полной дегенерации этих клеток не наблюдается, и они сохраняются слегка сморщившимися до конца питания. Клетки «с», по-видимому, объединяют несколько самостоятельных типов. Общим для всех них является недифференцированное состояние у голодных особей. Они занимают апикальную часть альвеолы и свободны от секреторных включений. С началом питания размеры этих клеток увеличиваются в несколько раз, и они занимают большую часть альвеолы. Сроки дифференциации клеток с одной альвеолы, как и их заполнение и освобождение от секрета, разновременны, что подтверждает мнение о сборном характере этой группы секреторных клеток.

У самок *I. persulcatus* (Балашов, 1979б) альвеолы II также локализируются в передней половине железы. Базальная половина альвеолы голодной особи занята 4—6 крупными клетками «а», цитоплазма которых заполнена сферическими гранулами нескольких типов, различающихся размерами, электронной плотностью и гистохимическими свойствами. С начала питания клетки «b» начинают освобождаться от секрета и на 2—3-и сутки они спадаются и дегенерируют, завершив цикл секреторной активности.

Клетки «b» граничат с клетками «а» и лежат апикальнее. У голодных особей в их цитоплазме лежат мелкие и средние секреторные включения, но значительная часть цитоплазмы заполнена элементами гранулярной эндоплазматической сети. С началом питания количество секреторных включений в этих клетках увеличивается, но на 3—4-е сутки после прикрепления клеща они также освобождаются от секрета, а синтеза новых секреторных гранул не наблюдается.

Клетки «с» у голодных самок находятся в недифференцированном состоянии, занимают апикальную часть альвеолы и представлены небольшими ядрами, окруженными узкими ободками цитоплазмы, без секреторных включений. С начала питания размеры этих клеток увеличиваются и достигают максимальных

на 3—4-е сутки питания. Цитоплазма их заполнена элементами гранулярной эндоплазматической сети и многочисленными секреторными гранулами разных размеров, плотности и химического состава. Освобождение секрета из этих клеток происходит непрерывно спустя 2—3 суток после прикрепления.

Сопоставление цитологических данных о строении и функционировании альвеол II типа у представителей *Amblyomminae* и *Ixodinae* выявляет сходство в их клеточном составе. Однако сроки их заполнения секретом и его выведения из клеток и, по-видимому, состав секреторных гранул могут существенно отличаться у представителей 2 подсемейств иксодид.

Наиболее многочисленные альвеолы III типа являются осморегуляторными органами питающихся клещей. На этой стадии они представляют тонкостенные пузырьки, содержимое которых при сокращении стенок увеличивается в выводные протоки слюнных желез и составляет по объему главный компонент слюны (Coons et al., 1992).

У голодных *R. appendiculatus* (Fawcett et al., 1981a; Walker et al., 1985) альвеолы III образованы из секреторных клеток «d», «e» и лежащих апикально недифференцированных клеток «f». Цитоплазма клеток «d» и «e» заполнена несколькими типами секреторных гранул. Последние выводятся в полость альвеолы с начала прикрепления. Через 2—3 суток питания эти клетки полностью освобождаются от секреторных включений и дегенерируют. Клетки «f» приступают к секреции только после прикрепления клеща, когда они увеличиваются в размерах и в их цитоплазме накапливаются секреторные гранулы. Последние выводятся в полость альвеолы в первые 1—3 сут питания, после чего цитоплазма клеток полностью освобождается от секрета. После этого клетки «f» подвергаются сильному уплощению и их наружная и внутренняя цитоплазматические мембраны образуют глубокие внутренние инвагинации. В результате клетки трансформируются в лабиринт — структуру, типичную для осморегуляторных структур во многих группах животных (Meredith, Kaufman, 1973; Fawcett et al., 1981b).

У самок *I. persulcatus* (Балашов, 1985) в альвеолах III голодных особей большую часть пузырька занимают 3—4 гипертрофированные клетки «d», заполненные крупными секреторными вакуолями. Секреторные клетки, сходные с типом «e» у *R. appendiculatus*, нам обнаружить не удалось. Апикальная часть альвеолы занята 7—9 недифференцированными клетками без секреторных включений, вероятно, гомологичных клеткам «f».

У питающихся клещей клетки «d» освобождаются от секреторных включений и дегенерируют через 2—3 сут после прикрепления. Клетки «f» в первые 1—3 сут увеличиваются в размерах, и в них формируются многочисленные секреторные вакуоли. На 3—4 сут питания клетки «f» освобождаются от секреторных включений и трансформируются в осморегуляторные.

Несомненно, что у всех исследованных видов иксодид осморегуляторные функции выполняют имеющие сходное строение клетки «f». В то же время в отношении чисто секреторных клеток наблюдаются различия в их числе от 6 у *R. appendiculatus* до 3—4 у *I. persulcatus* и только 1 — у самки *A. americanum* (Krolak et al., 1982). Еще большие различия в строении этих клеток и продуктах их секреции, так что гомологизация их у *Amblyomminae* и *Ixodinae* затруднительна.

Слюна начинает выделяться с начала прикрепления клеща к хозяину еще до прорезания кожи ротовыми органами. У взрослых *D. andersoni* на этой стадии между гипостомом и хелицерами появляется капелька молочной белой слюны (Gregson, 1960). Эта жидкость считается предшественником материала цементного футляра, который формируется при ее застывании на поверхности кожи и вокруг ротовых частей в виде конуса. В результате большая часть хоботка у клещей родов *Dermacentor*, *Rhipicephalus* и *Boophilus* остается над поверхностью кожи, приклеенной к ней конусовидным цементным футляром. В ранку не глуб-

же границы мальпигиевого слоя входят только выдвинутые в переднее положение пальцы хелицер (Moorhouse, Tatchell, 1966; Moorhouse, 1966).

У видов родов *Hyalomma* (Балашов, 1965) и *Amblyomma* (Brown, Кнарр, 1980) в ранку погружается почти весь хоботок, достигающий у взрослых клещей подкожной клетчатки. У этих видов на поверхности кожи вокруг основания хоботка застывшая слюна формирует лишь небольшой плоский ободок, представляющий собой наружное продолжение цементного футляра. Последний же заключен в толщу кожи, в виде трубки окружает ротовые органы и заходит несколько глубже дистальных окончаний хелицер и гипостома.

Наконец, у видов рода *Ixodes*, цементный футляр может вообще отсутствовать, как у самок *I. holocyclus* (Stone et al., 1989) и *I. ricinus* (Павловский, Алфеева, 1941), или имеет форму небольшого поверхностного конуса, как у личинок *I. ricinus* (Амосова, 1994) и всех фаз *I. tasmani* (Moorhouse, 1969).

Цементный футляр продолжает утолщаться за счет застывания новых порций слюны и в первые часы или сутки после прикрепления. При этом образовавшиеся в разное время слои цементного футляра обладают не только разной микроструктурой, но и химическим составом, как показано у взрослых *Haemaphysalis spinigera* (Chinery, 1973).

Большие различия в форме цементного футляра, его внутренней структуры и времени формирования допускают возможность его образования из разных компонентов слюны, вырабатываемых разными типами клеток. В настоящее время известно (Jaworski et al., 1992), что в клетках «d» и «e» альвеол III *R. sanguineus*, *A. americanum* и *D. variabilis* обнаружены компоненты с молекулярным весом 90 и 70 кД. Эти же компоненты иммунохимическими методами найдены в веществе цементного футляра. Важно отметить, что указанные полипептиды найдены в секреторных клетках голодных особей, что позволяет клещу формировать цементный футляр с начала прикрепления к хозяину. Понятным становится и прекращение функционирования этих клеток уже в первые 1—2 дня питания, когда прекращается дальнейший рост цементного футляра.

По завершении прикрепления к хозяину клещ приступает к питанию, которое складывается из чередующихся актов всасывания жидкой пищи и слюноотделения (Tatchell et al., 1972). Наряду с удалением избыточной воды и солей из поглощенной крови и воспалительного инфильтрата биологически активные компоненты слюны регулируют развитие воспалительного очага в месте прикрепления паразита.

В первую очередь они предотвращают отторжение не завершившего насыщения клеща, подавляя пролиферацию эпидермиса вокруг места прикрепления. Они также обеспечивают нормальный состав пищи, регулируя интенсивность отека и достижение им геморрагической стадии.

Наиболее детально исследована фармакологическая активность слюны питающихся самок (Riberio, 1989). В ней обнаружены вещества, предотвращающие агрегацию кровяных пластинок и нейтрофилов, активацию Т-клеток, брадикинина и анафилотоксина. Апиразы слюны ускоряют превращение АТФ в АДФ и АМФ. Простагландин Е и простаглицлин предотвращают освобождение вазоактивных аминов и стимуляторов воспалительной реакции из лейкоцитов.

Важная роль в обеспечении притока крови к месту прикрепления клеща принадлежит простагландинам и другим вазоактивным соединениям, вызывающим местное расширение и повышение проницаемости стенок кровеносных сосудов. Максимальный уровень содержания простагландинов в слюнных железах отмечен в конце питания, когда клещ поглощает наибольшее количество крови. У самцов, поглощающих крови много меньше, чем самки, содержание простагландинов в слюнных железах соответственно также значительно ниже (Higgs et al., 1976; Riberio, 1987).

Важная роль в питании кровососов принадлежит антикоагулинам, предотвращающим закупоривание свертывающейся кровью ротовых органов. У иксодид

высоко активные антикоагулины были выделены у *I. ricinus* (Markwardt, 1963), *I. dammini* (Riberio et al., 1985), *Hyalomma truncatum* и *R. evertsi* (Neitz et al., 1982) и *R. appendiculatus* (Limo et al., 1991).

Слюна клещей обладает сильной антигенной активностью, и некоторые ее антигены вызывают развитие противоклещевой резистентности к повторным питаниям паразитов. Резистентность может быть обусловлена несколькими иммунными механизмами и ведет к существенным нарушениям в питании клещей вплоть до их гибели.

В процессе питания вместе со слюной в организм хозяина вводятся разнообразные антигены, которые, в свою очередь, стимулируют формирование гуморальных антител. Участие отдельных антигенов в развитии противоклещевой устойчивости изучено недостаточно, но несомненно, что лишь некоторые из них стимулируют формирование защитных антител. Так, при питании на кроликах взрослых *A. hebraeum* со слюной выделяются 13 антигенов с молекулярным весом (м. в.) от 23 до 200 кД. Наиболее богата антигенами слюна в начале питания, а на более поздних сроках выделение некоторых антигенов прекращается (Dharampaul et al., 1993). Антигены *A. hebraeum* с м. в. 39 и 41 кД оказались сходными с таковыми (39, 40 и 41 кД) у *A. americanum* (Brown, 1988с). Общими иммуногенами для этих клещей, а также для *R. appendiculatus* (Limo et al., 1991) оказались антигены с м. в. 65 и 66 кД. Важными антигенами являются полипептиды слюны, формирующие вещество цементного футляра с м. в. около 90 кД.

Некоторые из компонентов слюны могут подавлять развитие противоклещевых иммунных реакций хозяина или служат ингибиторами их конечных продуктов. В частности, вещества, блокирующие активность гистамина хозяина или предотвращающие его выделение тучными клетками и базофилами, были обнаружены у клещей *R. sanguineus* (Chinery, Ayitey-Smith, 1976; Chinery, 1981); у клещей *I. dammini* антигистаминные компоненты слюны не выявлены, так как их слюна воздействует на другие медиаторы воспалительного процесса хозяина (Riberio et al., 1985). Всего в слюне клещей обнаружено более 30 биологически активных соединений, но значение многих из них для процесса питания не исследовано (Neitz et al., 1987).

Питание клещей не во всех случаях стимулирует возникновение резистентности к их повторному паразитированию. В отличие от лабораторных грызунов повторные кровососания клещей на их естественных хозяевах — диких животных не вели к развитию резистентности, или же ее уровень был достоверно ниже, чем у лабораторных животных. Этот феномен был установлен в опытах с кормлением личинок и нимф *I. trianguliceps* — на лесных мышах (Randolph, 1979), личинок *I. dammini* — на полевках *Microtus pennsylvanicus* (Riberio, 1989), хлопковых крысах и ящерицах (Galbe, Oliver, 1992), а также личинок *I. persulcatus* и *I. ricinus* — на нескольких видах диких грызунов (Лебедева, 1980; Лабеецкая, 1990; Балашов, 1993).

Отсутствие резистентности после повторного питания клещей на их естественных хозяевах связывают с подавлением или ослаблением иммунных ответов хозяина на определенные антигены слюны паразитов (Riberio, 1989; Балашов, 1993). Реакция подавления иммунитета видоспецифична и, по-видимому, возникла как взаимoadaptация в процессе длительной коэволюции партнеров по паразитарной системе. В результате в естественных местообитаниях главные хозяева, несмотря на постоянный контакт с клещами, не обладают абсолютной устойчивостью, и часть паразитов может нормально завершить питание на сенсублизированных прокормителях. Подобное взаимодействие партнеров по паразитарной системе со стороны клеща достигается почти исключительно за счет регуляции объема и состава слюны, вводимой в хозяина.

### Список литературы

- Амосова Л. И. Ультраструктурные особенности гистопатологических изменений в месте прикрепления к хозяину личинок иксодового клеща *Ixodes ricinus* // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 5. С. 356—363.
- Балашов Ю. С. Механизм слюноотделения и морфолого-гистологические особенности слюнных желез иксодовых клещей // Энтомол. обзор. 1965. Т. 44, вып. 4. С. 785—802.
- Балашов Ю. С. Слюнные железы // Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей / Под ред. Ю. С. Балашова. Л. 1979а. С. 28—34.
- Балашов Ю. С. Ультраструктурные особенности слюнных желез таежного клеща *Ixodes persulcatus*. I. Гранулосекретирующие альвеолы голодной самки // Паразитология. 1979б. Т. 13, вып. 6. С. 572—581.
- Балашов Ю. С. Ультраструктурные особенности слюнных желез таежного клеща *Ixodes persulcatus*. II. Альвеолы III типа питающейся самки // Паразитология, 1985. Т. 19, вып. 5. С. 365—369.
- Балашов Ю. С. Значение видовой принадлежности иксодовых клещей и их хозяев в развитии противоклещевого иммунитета // Паразитология. 1993. Т. 27. С. 369—377.
- Воробьева Е. В. К особенностям развития тейлерий в слюнных железах клещей рода *Hyalomma* // Паразитол. сб. 1993. Т. 37. С. 161—172.
- Лабецкая А. Г. Защитные реакции у млекопитающих при паразитировании иксодовых клещей. Минск. 1990. 158 с.
- Лебедева Н. Е. Экспериментальное изучение влияния личинок таежного клеща на мышевидных грызунов // Мед. паразитол. 1980. № 2. С. 29—33.
- Павловский Е. Н., Алфеева С. П. Патолого-гистологические изменения кожи крупного рогатого скота при укусе клеща *Ixodes ricinus* // Тр. Воен.-мед. акад. им. С. М. Кирова. 1941. Т. 25. С. 153—160.
- Binnington K. C. Sequential changes in salivary gland structure during attachment and feeding of the cattle tick, *Boophilus microplus* // Int. J. Parasitol. 1978. Vol. 8. P. 97—115.
- Brown S. J., Knapp F. W. *Amblyomma americanum*: sequential histological analysis of larval and nymphal feeding // Exper. Parasitol. 1980. Vol. 49. P. 188—205.
- Chinery W. A. Studies on the various glands of the tick *Haemaphysalis spinigera*. Part III. The salivary glands // Acta tropica. 1965. Vol. 22. P. 321—349.
- Chinery W. A. The nature and origin of the «cement» substance the site of attachment and feeding of adult *Haemaphysalis spinigera* // J. Med. Entomol. 1973. Vol. 10. P. 355—362.
- Chinery W. A. Observation on the saliva and salivary gland extract of *Haemaphysalis spinigera* and *Rhipicephalus sanguineus* // J. Parasitol. 1981. Vol. 67. P. 15—19.
- Chinery W. A., Ayitey-Smith E. Histamine blocking agent in the salivary gland homogenate of the tick *Rhipicephalus sanguineus* // Nature. 1977. Vol. 265. P. 366—367.
- Coons L. B., Needham G. R., Sankhon N. Y., Lamoreaux W. J. Evidence to support a model of fluid movement in type III acini from *Dermacentor variabilis* salivary glands // I Intern. Conf. Tick-borne Pathogens at the Host-vector Interface. Saint-Paul. 1992. P. 181—191.
- Coons L. B., Roshdy M. A. Fine structure of the salivary glands of unfed male *Dermacentor variabilis* // J. Parasitol. 1973. Vol. 59. P. 900—912.
- Dharmpaul S., Kaufman W. R., Belosevic M. Differential recognition of saliva antigens from the ixodid tick *Amblyomma hebraeum* by sera from infested and immunized rabbits // J. Med. Entomol. 1993. Vol. 30. P. 262—266.
- Fawcett D. W., Doxsey S., Buscher G. Salivary gland of the tick vector (*Rhipicephalus appendiculatus*) of East coast fever. I. Ultrastructure of the type III acinus // Tissue and Cell. 1981a. Vol. 13. P. 209—230.
- Fawcett D. W., Doxsey S., Buscher G. Salivary gland of the tick vector (*Rhipicephalus appendiculatus*) of East coast fever. II. Cellular basis for fluid secretion in the type III acinus // Tissue and Cell. 1981b. Vol. 13. P. 231—253.
- Galbe J., Oliver J. H., Jr. Immune response of lizards and rodents to larval *Ixodes scapularis* // J. Med. Entomol. 1992. Vol. 29. P. 774—783.
- Gregson J. D. Morphology and functioning of the mouthparts of *Dermacentor andersoni* // Acta Tropica. 1960. Vol. 17. P. 1—79.
- Higgs G. A., Vane J. R., Hart R. J., Potter C., Wilson R. G. Prostaglandin in the saliva of the cattle tick *Boophilus microplus* // Bull. Entomol. Res. 1976. Vol. 66. P. 665—670.
- Jaworski D. C., Russell R., Coons L. B., Needham G. R. Tick attachment cement and salivary gland cells contain similar immunoreactive polypeptides // J. Med. Entomol. 1992. Vol. 29. P. 305—309.
- Kaufman W. R. Tick-host interaction: a synthesis of current concepts // Parasitology Today. 1989. Vol. 5. P. 47—56.
- Krolak J. M., Ownry C. L., Sauer J. R. Alveolar structure of salivary glands of the lone star tick *Amblyomma americanum* females // J. Parasitol. 1982. Vol. 68. P. 61—82.
- Limo M. K., Voigt W. F., Tumo-Oeri A. G., Njogu R. M., Ole-Moivoi O. K. Purification and characterization of an anticoagulant from the salivary glands of the ixodid tick *Rhipicephalus appendiculatus* // Exp. Parasitol. 1991. Vol. 72. P. 418—429.
- Markwardt F. Blutgerinnungshemmende Wirkstoffe aus blutsaugenden tieren. Jena. 1963. 122 p.

- Megaw M. W., Beadle D. J. Structure and function of the salivary glands of the tick *Boophilus microplus* // Intern. J. Insect. Morphol. Embryol. 1979. Vol. 8. P. 67—83.
- Meredith J., Kaufman W. R. A proposed site of fluid secretion in the salivary gland of the ixodid tick *Dermacentor andersoni* // Parasitol. 1973. Vol. 67. P. 205—217.
- Moorhouse D. E. The attachment of some ixodid ticks to their natural hosts // Proc. 2nd Intern. Congr. Acarology, 1967. Sutton Bonnington. Budapest, 1969. P. 319—327.
- Moorhouse D. E., Tatchell R. J. The feeding processes of the cattle tick *Boophilus microplus*: A study of host-parasitic relations. Part I. Attachment to the host // Parasitol. 1966. Vol. 56. P. 623—632.
- Mulmule S. S. Structural and cytochemical changes in the salivary glands of *Rhipicephalus sanguineus* during feeding // Modern Acarology. Vol. 2. Prague. 1991. P. 397—401.
- Neitz A. W. H., Vermeulen N. M. J. Biochemical studies on the salivary glands and haemolymph of *Amblyomma hebraeum* // Onderstepoort J. Vet. Res. 1987. Vol. 54. P. 443—450.
- Randolph S. E. Population regulation in ticks, the role of acquired resistance in natural and unnatural host // Parasitol. 1979. Vol. 79. P. 141—156.
- Riberio J. M. C. Role of saliva in blood-feeding by Arthropods // Ann. Rev. Entomol. 1987. Vol. 32. P. 463—478.
- Riberio J. M. C. Role of saliva in tick-host interactions // Exp. Appl. Acarol. 1989. Vol. 7. P. 15—20.
- Riberio J. M. C., Makoul G., Levine J., Robinson D., Spielman A. Antihaemostatic, antiinflammatory and immunosuppressive properties of the saliva of a tick, *Ixodes dammini* // J. Exp. Med. 1985. Vol. 161. P. 332—334.
- Sauer J. R. Acarine salivary glands — physiological relationships // J. Med. Entomol. 1977. Vol. 14. P. 1—9.
- Stone B. F., Binnington K. C. Tick-host interactions for *Ixodes holocyclus*: Role, effects, biosynthesis and nature of its toxic and allergenic oral secretions // Exp. Appl. Acarol. 1989. Vol. 7. P. 59—69.
- Tatchell R. J., Moorhouse D. E. The feeding processes of the cattle tick *Boophilus microplus*. Part II. The sequence of host-tissue changes // Parasitol. 1968. Vol. 58. P. 441—459.
- Theis J. H., Budwiser P. D. *Rhipicephalus sanguineus*: Sequential histopathology at the host-arthropod interface // Exp. Parasitol. 1974. Vol. 36. P. 77—105.
- Till W. M. A contribution to the anatomy and histology of the brown ear tick *Rhipicephalus appendiculatus* // Mem. Entomol. Soc. S. Afr. 1961. Vol. 6. P. 1—124.
- Venable J. H., Webster P., Shapiro S. Z., Voigt W. P. An immunocytochemical marker for the complex granules of tick salivary glands which traces e-granule shedding to interstitial labyrinthine spaces // Tissue a. Cell. 1986. Vol. 18. P. 755—781.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

Поступила 17. 05. 1994

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

#### THE ROLE OF SALIVARY GLANDS OF IXIDID (IXODIDAE) IN THE REGULATION OF FEEDING PROCESS

Y. S. Balashov

**Key words:** Ixodidae, salivary glands, feeding.

#### SUMMARY

The salivary glands of the representatives of the subfamilies Ixodinae and Amblyomminae are significantly different in their structure and functions. These organs are formed of alveoli of 4 types. The alveoli of I type only are similar in structure in both subfamilies, because they provide the vapour absorption in hungry ticks. The cell number, ultrastructure and chemical compound of secretory inclusions as well as functional activity of alveoli of II, III, and IV types are significantly different. The similarity is observed only in cells «f» of III type, which provide the removal out an excess amount of water and salts. Granular-secretory cells are quite different in their structure and secret production. The designation the secretory cells of all ixodid ticks as «a», «b», «c», and others is rather conventional, and the homology of them in Ixodinae and Amblyomminae needs additional studies. Difference in chemical compound of saliva and intensity of its production in different period of feeding influences the direction and protective reactions of host organism.